

光增白剂 M2R 对草地螟中肠围食膜的影响及对 Bt 毒力的增效作用

尹 姣¹, 郭 巍², 李克斌¹, 曹雅忠^{1,*}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

2. 河北农业大学 河北省农作物病虫害生物防治工程技术中心, 河北保定 071001)

摘要: 以光增白剂 M2R 作为影响因子, 探讨其对草地螟 *Loxostege sticticalis* 幼虫围食膜(peritrophic membrane, PM)的作用机理。通过环境扫描电镜观察和生化测定研究了光增白剂对草地螟幼虫围食膜结构和蛋白质种类的影响, 及其对 Bt 毒力的增效作用。结果表明: 围食膜含有多种蛋白质, 经 SDS-PAGE 测定至少有 19 条带, 分子量在 94 kD 以下, 幼虫取食光增白剂可影响围食膜中几丁质结合蛋白(chitin binding proteins, CBPs)的含量。不同浓度的光增白剂可以对草地螟围食膜的形态结构产生明显的影响, 正常的围食膜表面光滑致密、无孔洞和缝隙, 增白剂处理的围食膜产生了孔缝。生测实验表明, 添加光增白剂后能够显著缩短 Bt 的杀虫时间, 降低 Bt 的使用浓度。可见, 光增白剂可对草地螟围食膜产生损伤, 进而提高了 Bt 的防治效果。

关键词: 草地螟; 光增白剂; 围食膜; Bt; 增效作用; 环境扫描电镜

中图分类号: Q966 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2009)07-0763-06

Effect of fluorescent brightener 28 (M2R) on peritrophic membrane of *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and its synergistic effect on Bt virulence

YIN Jiao¹, GUO Wei², LI Ke-Bin¹, CAO Ya-Zhong^{1,*} (1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. Biological Control Center of Plant Diseases and Plant Pests of Hebei Province, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001, China)

Abstract: Fluorescent brightener 28 is used as an influencing factor to study the mechanism of M2R on the peritrophic membrane (PM) of *Loxostege sticticalis* larvae. The environmental scanning electron microscopy and biochemical technique were employed to analyze the morphological structure and the protein profiles of the PM of *L. sticticalis* larvae treated by M2R, and the disruptive effect of M2R on the PM and its synergistic effect on Bt virulence were studied. The results indicated that there were many types of PM proteins. Separation of PM proteins by SDS-PAGE showed that there were at least 19 polypeptides with molecular weight less than 94 kD. The chitin binding proteins (CBP) content of PM could be influenced when the larvae were fed with 1.0% M2R. The surface of the normal PM was smooth and wrinkled without pores or slits while the surface of the treated PM had pores and slits. Although M2R did not affect the larval growth, it could enhance the sensitivity of larvae to Bt infection, shorten the killing time and reduce the application dose of Bt. These results suggest that the M2R could damage the PM of the larvae, and thus increase the control effect of Bt.

Key words: *Loxostege sticticalis*; fluorescent brightener 28; peritrophic membrane; *Bacillus thuringiensis*; synergistic activity; environmental scanning electron microscopy

昆虫中肠是分泌消化酶和消化食物、吸收养分的主要部位, 多数昆虫中肠有内含几丁质的围食膜(peritrophic membrane, PM)。围食膜作为中肠上皮细胞和食物之间的一道有效屏障(Tellam, 1996;

Lehane, 1997; Tellam and Eisemann, 2000; Bolognesi *et al.*, 2001; 谢超等, 2002; 王荫长, 2004), 可以保护中肠上皮细胞免受粗糙食物颗粒的机械损伤及病毒、细菌等病原体的入侵, 隔离、过滤毒素, 并在某种程度

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(2006CB102007); 国家科技支撑计划项目(2005BA529A03)

作者简介: 尹姣, 女, 博士研究生, 主要从事昆虫化学生态学、昆虫分子生物学方面的研究, E-mail: jyin@ippcaas.cn; ajiaozi@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: yazhongcao@sina.com.cn

收稿日期 Received: 2009-03-25; 接受日期 Accepted: 2009-04-30

上防止其他化学损伤等等,因此也是病原体侵染的重要位点和杀虫剂的潜在靶标(吉洪湖和袁哲明, 2005)。苏云金芽胞杆菌 *Bacillus thuringiensis* (Bt) 制剂是目前世界上生产量最大的微生物杀虫剂。但 Bt 制剂在实际应用中存在着防治效果不稳定、杀虫速度慢、杀虫谱窄等缺点,使 Bt 制剂的进一步推广应用受到一定的限制(蒲蛰龙, 1992; 曹琼, 2004)。许多研究者利用添加各种增效剂来改良 Bt 制剂的杀虫活性(赵善欢等, 1989; 申继忠和钱传范, 1994; 温志强等, 1999; 许文耀, 2002)。光增白剂 M2R 主要用作涂料、纺织、洗涤等化工产品的助剂,它通过吸收紫外光并将其转化为蓝色的可见光,可使产品显白。在生物防治中,光增白剂最早用作昆虫病毒、线虫、真菌等微生物杀虫剂的紫外保护剂,后来发现其还可提高微生物杀虫剂毒力、加快害虫死亡进程(严东辉和陈昌洁, 2003; 李绪友等, 2006)。

草地螟是我国北方农牧业重大害虫之一,具有远距离迁飞为害和食性广杂的特性,严重为害大豆、甜菜、苜蓿、向日葵等多种作物和牧草,目前正处于建国以来的第 3 次大发生时期,对农牧业生产造成了很大威胁(顾成玉等, 1987; 康爱国等, 2003; 尹姣等, 2004, 2005)。草地螟的主要发生为害区大多是我国正在逐渐形成的绿色食品生产基地,其猖獗危害导致农药的大量使用和环境恶化。因此,利用生物防治来控制草地螟危害是大势所趋。本文以草地螟为研究对象,研究了 M2R 对其围食膜结构的影响,同时探讨了 M2R 对 Bt 制剂的增效作用,以期为开发新型增效剂提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试虫和试剂

1.1.1 虫源及饲养条件:虫源采自张家口市郊的越冬代成虫。羽化后的成虫用 5% 的葡萄糖水饲养;幼虫用灰绿藜 *Chenopodium album* L. (灰菜)饲养。成虫和幼虫在室内直接饲养,其饲养条件为 $22 \pm 1^{\circ}\text{C}$, L16: D8, RH 70% ~ 80%。

1.1.2 供试试剂:光增白剂 M2R (fluorescent brightener 28) 购自 Sigma 公司;Bt 可湿性粉剂(有效浓度 16 000 IU/mg)由湖北省农业科学院 Bt 研究开发中心湖北康欣农用药业有限公司提供;BCA 蛋白定量试剂盒购自博迈德科技发展有限公司。

1.2 围食膜制备

解剖 5 龄草地螟幼虫,取出围食膜,用去离子水充分清洗至无色透明,保存于 -70°C 。

1.3 围食膜的电镜观察

将完整的围食膜用 3 号昆虫针固定于小木片上,用 2.5% 戊二醛和 1% 锇酸双固定,梯度脱水,经 HCP-2 临界点干燥,镀金,置于日立 S-560 扫描电镜下观察摄像。

1.4 围食膜蛋白的提取

取冻存的已提取草地螟围食膜 5 条,加入等体积的 $2 \times$ 蛋白提取缓冲液 [0.1 mmol/L Tris-HCl (pH 6.8), 20% SDS, 40% 甘油, 10% β -ME], 100°C 沸水浴 5 min, 取上清,即为草地螟中肠围食膜总蛋白。

1.5 不同浓度 M2R 对草地螟 5 龄幼虫围食膜的影响

分别用含 0.1%, 0.2%, 0.5%, 1.0%, 1.5% 和 2.0% M2R (无菌水配置)浸泡灰菜叶片 1 h, 自然晾干后喂食 5 龄草地螟幼虫 1, 3, 5 h 后,取围食膜进行电镜观察。设未经 M2R 处理的正常饲养组为对照。

1.6 M2R 对围食膜蛋白种类的影响

用含 1.0% M2R (无菌水配置)浸泡灰菜叶片 1 h, 自然晾干后喂食 5 龄草地螟幼虫 3 h 后,取围食膜进行蛋白种类分析。对溶解在 SDS-PAGE 样品缓冲液中的上述蛋白样品煮沸 5 min, BCA 蛋白定量试剂盒进行蛋白定量后 SDS-PAGE 并银染,检测围食膜蛋白种类的变化。

几丁质结合蛋白(chitin binding proteins, CBPs)是一类重要的围食膜蛋白。利用 CBP 特异抗体, Western blot 检测 M2R 对围食膜中 CBP 含量的影响。取大约等量的各个样品完成 SDS-PAGE 后,将蛋白转移到 NC 膜上,经 3% BSA 封闭非特异性结合位点后,浸膜于 CBP 的特异性抗体,使蛋白与其抗体室温结合至少 1 h 后,通过偶联碱性磷酸酶的羊抗兔 IgG (goat anti-rabbit IgG) 检测阳性抗体反应,最后加入 BCIP/NBT 底物观察显色反应。

1.7 M2R 对草地螟初孵幼虫生长的影响

取健康草地螟初孵幼虫 50 头,分别用含 1.0% 和 2.0% M2R 溶液浸泡过的灰菜叶片进行饲养,另设正常饲养组为对照,饲养直到幼虫全部化蛹,重复 3 次,每天统计死亡的虫数。

1.8 M2R 对 Bt 的增效作用

实验设 10 组处理: $2\ 000 \times$ Bt 处理组, $2\ 000 \times$ Bt + 0.2% M2R 处理, $2\ 000 \times$ Bt + 0.5% M2R 处理, $2\ 000 \times$ Bt + 1.0% M2R 处理, $2\ 000 \times$ Bt + 2.0% M2R 处理, $1\ 500 \times$ Bt 处理组, $1\ 500 \times$ Bt + 1.0% M2R 处理, $1\ 500 \times$ Bt + 2.0% M2R 处理, 1.0% M2R 处理和空白对照。其中 Bt + M2R 用无菌水配置成不同浓度的溶液,灰菜叶片在不同的处

理中浸泡 3 min 后自然晾干, 空白对照组用无菌水处理。每组处理饲喂 3 龄幼虫 50 头; 重复 3 次。每天定时观测和记录试虫死亡情况。

1.9 数据统计与分析

数据采用 SPSS 统计分析进行方差分析, 采用 Duncan 氏多重比较进行处理间的差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 草地螟幼虫围食膜形态特征及 M2R 对围食膜的影响

漂洗干净的围食膜无色透明, 富有弹性和韧性。

扫描电镜下的围食膜表面平整光滑, 除细小的皱褶外没有孔和缝(图 1: A)。分别用 0.1%, 0.2%, 0.5%, 1.0%, 1.5% 和 2.0% 的 M2R 浓度梯度处理 5 龄幼虫各 1, 3, 5 h 后, 取中肠围食膜观察。结果显示, 在 M2R 浓度为 0.1% 和 0.2% 时, 幼虫可以形成完整的围食膜; 当浓度增至 0.5% 时, 围食膜已经开始出现较为明显的小孔(图 1: B); 随着处理浓度的增大, 围食膜结构损坏程度逐渐加重, 草地螟幼虫不能再产生完整的围食膜, 而是形成了易脆断、无弹性的破损围食膜(图 1: C, D, E, F)。

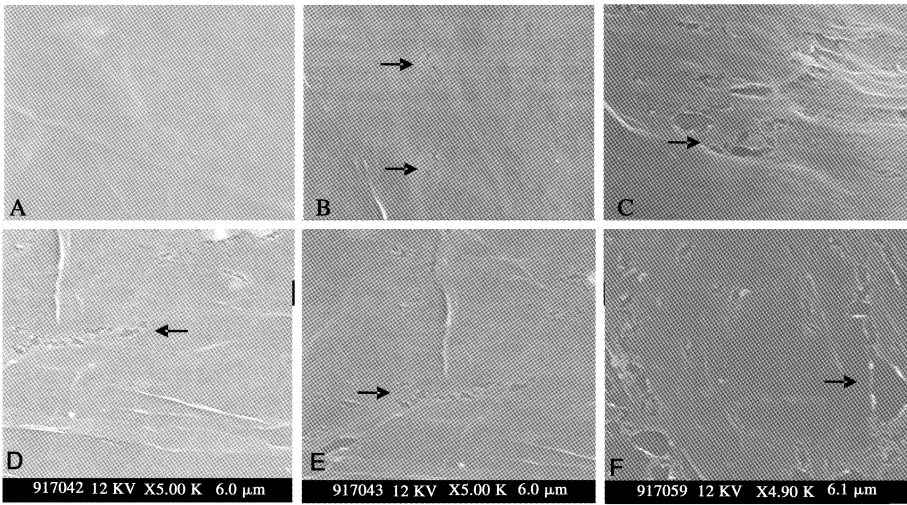


图 1 光增白剂处理 5 龄草地螟幼虫围食膜的电镜观察

Fig. 1 Scanning electron microscopy (SEM) of the peritrophic membrane of 5th instar larvae of *Loxostege sticticalis* fed with M2R A: 正常围食膜 The normal PM; B: 0.5% M2R 喂食 3 h Fed with 0.5% M2R for 3 h; C: 1.0% M2R 喂食 3 h Fed with 1.0% M2R for 3 h; D, E: 1.5% M2R 喂食 3 h Fed with 1.5% M2R for 3 h; F: 2.0% M2R 喂食 3 h Fed with 2.0% M2R for 3 h. 箭头示破损处 The arrow denotes the injured PM.

2.2 M2R 对围食膜的蛋白质种类及 CBP 的影响

由 SDS-PAGE 电泳结果可知, 草地螟幼虫正常围食膜中不同分子量的蛋白质种类很多, 其蛋白质分子量大多在 94 kD 以下, 在 SDS-PAGE 胶中可以看到 19 条带, 其中某些蛋白质的分子量很接近; 幼虫取食 M2R 后围食膜的蛋白种类会产生明显变化, 其蛋白种类和含量明显减少(图 2), 推测与其 CBP 含量显著减少有关。

通过 CBP 特异抗体对围食膜蛋白的免疫筛选可以看出, 正常围食膜中存在 CBP, 而在取食 M2R 后的围食膜中并未检测到 CBP 的存在(图 3), 说明取食 M2R 会显著影响围食膜中 CBP 的含量。

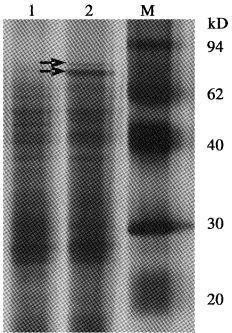


图 2 草地螟幼虫围食膜蛋白的 SDS-PAGE 分析

Fig. 2 SDS-PAGE analysis of the peritrophic membrane protein of *Loxostege sticticalis* larvae

1: 1.0% M2R 喂食 5 龄幼虫 3 h 后围食膜蛋白质 The PM proteins of 5th instar larvae fed with 1.0% M2R for 3 h; 2: 围食膜蛋白质 The PM proteins; 3: 蛋白质分子量标准 Proteins molecular weight marker. 箭头所示为变化比较明显的条带 Arrows indicated the differential proteins.

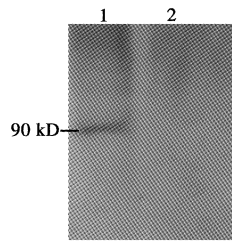


图3 Western blot 检测 M2R 对草地螟中肠围食膜 CBP 的影响
Fig. 3 Detection of the CBP from larvae fed with M2R by Western blot analysis

1: 正常围食膜蛋白质 The PM proteins; 2: 1.0% M2R 喂食 5 龄幼虫 3 h 后围食膜蛋白质 The PM proteins of 5th instar larvae fed with 1.0% M2R for 3 h.

2.3 M2R 处理对草地螟幼虫生长的影响

利用 1.0% 和 2.0% M2R 溶液浸泡过的灰菜叶片饲养草地螟初孵幼虫，直到幼虫全部化蛹，以此确定 M2R 对草地螟初孵幼虫生长的影响情况。结果发现，两个处理组和对照组之间的幼虫死亡率和幼虫历期均无显著差异 ($P > 0.05$) (表 1)，几乎都能在相同时间内全部正常化蛹，这说明在上述实验浓度范围内的 M2R 虽然会对围食膜结构造成一定程度的破坏，但不足以对草地螟幼虫的生长发育产生显著影响。

表 1 添加 M2R 后对草地螟幼虫生长发育的影响
Table 1 Effects of M2R on the development of *Loxostege sticticalis* larvae

处理 Treatment	幼虫死亡率 Larval mortality (%)					幼虫历期 (d) Larval duration
	1 龄 1st instar	2 龄 2nd instar	3 龄 3rd instar	4 龄 4th instar	5 龄 5th instar	
1.0% M2R	7.96 ± 2.35 a	2.87 ± 1.35 a	2.16 ± 0.37 a	0 a	0 a	16.26 ± 2.37 a
2.0% M2R	6.38 ± 2.67 a	2.58 ± 1.05 a	1.87 ± 0.65 a	0 a	0 a	17.11 ± 2.45 a
CK	7.63 ± 1.54 a	1.87 ± 0.46 a	1.96 ± 0.58 a	0 a	0 a	14.49 ± 3.68 a

表中数据为平均值 ± 标准差; 同列数据后不同字母表示其处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。下同。The data in the table are mean ± SD, and those in the same column followed by different letters are significantly different by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$). The same below.

2.4 M2R 对 Bt 杀虫效果的影响

生物测定结果表明，添加不同浓度的 M2R 后均对 Bt 的防效有一定的增强作用。表 2 显示，添加 M2R 后的 Bt 在短期内 (1 ~ 3 d 后) 对草地螟幼虫的防治效果显著高于单独使用 Bt 时的防治效果，说明添加 M2R 能够显著缩短草地螟幼虫的死亡时

间 ($P < 0.05$)。另外，从表 2 还可以看出，添加 M2R 的低浓度 Bt (2 000 ×) 与高浓度 Bt (1 500 ×) 的防治效果无显著差异，即添加 M2R 后可以提高低浓度的 Bt (2 000 ×) 对草地螟的防治效果 ($P > 0.05$)。

表 2 添加 M2R 后 Bt 对草地螟的防治效果
Table 2 Control effect of Bt with additive M2R against *Loxostege sticticalis*

处理 Treatment	校正死亡率 Corrected mortality (%)				
	1 d	2 d	3 d	4 d	5 d
1% M2R	0	0	0	0	0
1 500 × Bt	29.83 ± 7.62 b	38.78 ± 21.35 b	60.67 ± 16.05 b	78.24 ± 15.63 a	78.24 ± 15.63 a
1 500 × Bt + 1.0% M2R	49.50 ± 15.31 a	69.57 ± 25.69 a	77.08 ± 24.07 a	79.55 ± 13.22 a	79.55 ± 13.22 a
1 500 × Bt + 2.0% M2R	51.52 ± 10.68 a	71.74 ± 16.87 a	77.27 ± 18.65 a	84.09 ± 28.67 a	84.09 ± 28.67 a
2 000 × Bt	10.20 ± 5.28 c	28.57 ± 19.36 b	54.33 ± 24.77 b	58.332 ± 16.53 a	66.08 ± 15.96 a
2 000 × Bt + 0.2% M2R	16.33 ± 7.91 c	31.02 ± 24.08 b	50.17 ± 28.56 b	64.42 ± 30.25 a	64.42 ± 30.25 a
2 000 × Bt + 0.5% M2R	35.35 ± 20.15 ab	59.18 ± 34.12 a	61.33 ± 13.33 b	62.50 ± 23.46 a	77.17 ± 18.03 a
2 000 × Bt + 1.0% M2R	45.45 ± 19.18 a	59.60 ± 32.87 a	75.10 ± 14.25 a	77.27 ± 34.89 a	77.27 ± 34.89 a
2 000 × Bt + 2.0% M2R	48.98 ± 13.54 a	60.87 ± 23.35 a	79.16 ± 32.58 a	79.55 ± 36.27 a	79.55 ± 36.27 a

3 讨论

本实验以草地螟围食膜为对象，分析和研究了

围食膜的结构及其蛋白组成。SDS-PAGE 分离出 19 种主要蛋白质，分子量大多在 94 kD 以下，与前人的研究结果 (张严峻等, 2000; 朱蓉等, 2003) 基本

一致。

正常的昆虫围食膜表面光滑致密、无孔洞和缝隙, 光增白剂可竞争性结合到几丁质上导致围食膜蛋白和几丁质解离, 从而促进细菌毒素作用和病毒感染, 加速幼虫死亡 (Li *et al.*, 2001)。Wang 和 Granados (2000) 研究发现光增白剂可破坏粉纹夜蛾和美洲棉铃虫等的围食膜; 朱蓉等 (2003) 发现光增白剂对甜菜夜蛾围食膜结构有较强的破坏作用。本研究利用光增白剂处理过的灰菜叶片饲养草地螟幼虫, 观察围食膜的形态结构可以明显看出, 0.1% 和 0.2% 的光增白剂对草地螟围食膜的结构不会产生明显的影响, 但是 0.5% 及以上浓度的光增白剂会显著破坏草地螟围食膜的结构, 同时也会影响围食膜蛋白的种类和含量, 其中 M2R 对围食膜 CBP 含量的影响在本实验中得到了证实。本研究首次直观地证实了光增白剂对草地螟幼虫围食膜的破坏作用。由此可见, 光增白剂对鳞翅目昆虫围食膜的损伤作用具有普遍性。

昆虫病原微生物杀虫剂因其与环境的相容性而极具发展潜力。但与化学杀虫剂相比, 微生物杀虫剂杀虫速度慢、杀虫谱窄, 限制了其在大田的广泛应用, 因而微生物农药增效因子已成为我国虫害基础研究的关键科学问题之一 (李典谟等, 1999)。荧光增白剂一方面能反射可见光同时能吸收紫外光, 具有很好的抗紫外功效 (徐莉等, 2001); 另一方面可能作用于昆虫中肠几丁质微纤丝, 改变围食膜的通透性 (Hamm and Shapiro, 1992), 增加昆虫中肠对胃毒型农药苏云金芽孢杆菌制剂的吸收作用, 增强 Bt 对敏感昆虫的活性, 从而提高杀虫活力的作用。Shapiro 和 Robertson (1992) 及 Shapiro 和 Vaughn (1995) 证实光增白剂对美洲棉铃虫 NPV (*Heliothis zea* nuclear polyhedrosis virus, HzNPV) 和舞毒蛾 NPV (*Lymantria dispar* nuclear polyhedrosis virus, LdNPV) 等多种昆虫核多角体病毒都具有增效作用。本研究的生物测定结果表明, 光增白剂对 Bt 具有比较明显的增效作用。由于光增白剂的存在, 破坏了围食膜结构的完整性, 使围食膜失去了原有的天然屏障功能, 增加了通过围食膜而作用于中肠上皮细胞的病毒和细菌的数量和入侵机会, 加快昆虫的感染过程, 缩短了昆虫的死亡时间。本研究结果将为开发研制杀虫效果高、使用剂量低、杀虫时间短等新型高效生物制剂提供理论依据。

参 考 文 献 (References)

Bolognesi R, Ribeiro AF, Terra WR, Ferreira C, 2001. The peritrophic

membrane of *Spodoptera frugiperda*: Secretion of peritrophins and role in immobilization and recycling digestive enzymes. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 47(2): 4 762–4 775.

Cao Q, 2004. Effects of some enhancing factors on the insecticidal activity of *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Wuhan University of Science and Engineering*, 17(2): 44–48. [曹琼, 2004. 苏云金杆菌杀虫增效作用研究进展. 武汉科技学院学报, 17(2): 44–48]

Chiu SF, Huang BQ, Hu MY, 1989. The synergistic effect of Toosendanin in admixture with *Bacillus thuringiensis* and other insecticides against the cabbage worm *Pieris rapae* L. *Acta Entomologica Sinica*, 32(2): 158–165. [赵善欢, 黄炳球, 胡美英, 1989. 川楝素与青虫菌等农药混用对菜青虫增效作用. 昆虫学报, 32(2): 158–165]

Gu CY, Liang YC, Zhang GZ, 1987. Occurrence and damage of *Loxostege sticticalis* and discussion of control strategy. *Plant Pest Forecast*, 1987 (Suppl.): 32–34. [顾成玉, 梁艳春, 张广芝, 1987. 草地螟发生为害特点与防治策略的探讨. 病虫测报, 1987 (增刊): 32–34]

Hamm JJ, Shapiro M, 1992. Infectivity of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) nuclear polyhedrosis virus enhanced by a fluorescent brightener. *J. Econ. Entomol.*, 85(6): 2 149–2 152.

Ji HH, Yuan ZM, 2005. Peritrophic membrane: a potential target for biocontrol of pest insects. *Acta Entomologica Sinica*, 48(6): 968–974. [吉洪湖, 袁哲明, 2005. 围食膜: 害虫生物防治的潜在靶标. 昆虫学报, 48(6): 968–974]

Kang AG, Fan RX, Zhang YH, Li Q, Zhang FY, Yang LJ, Zhao XJ, 2003. Occurrence characteristics, factors and control measures of *Loxostege sticticalis* in the third occurrence period. *Entomological Knowledge*, 40(1): 75–79. [康爱国, 樊荣贤, 张玉慧, 李强, 张凤英, 杨立军, 赵晓娟, 2003. 草地螟第三个暴发周期的发生特点、成因及防治对策. 昆虫知识, 40(1): 75–79]

Lehane MJ, 1997. Peritrophic matrix structure and function. *Annual Review of Entomology*, 42: 525–550.

Li DM, Ge F, Wang CZ, Ge SK, Zhang ZN, 1999. Some research issues on outbreak mechanisms and management of key agricultural insect pests in China. *Entomological Knowledge*, 36(6): 373–376. [李典谟, 戈峰, 王琛柱, 葛绍奎, 张钟宁, 1999. 我国农业重要害虫成灾机理和控制研究的若干科学问题. 昆虫知识, 36(6): 373–376]

Li S, Martin D, Marcelo JL, 2001. The peritrophic matrix of hematophagous insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 47: 119–125.

Li XY, Peng JX, Hong HZ, 2006. Summary on enhancing mechanism of optical brightener for baculovirus infection. *Journal of Biology*, 23(4): 4–7. [李绪友, 彭建新, 洪华珠, 2006. 荧光增白剂对杆状病毒的增效机理研究概况. 生物学杂志, 23(4): 4–7]

Pu ZL, 1992. *Insect Pathology*. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou. [蒲蛰龙主编, 1992. 昆虫病理学. 广州: 广东科技出版社]

Shapiro M, Robertson JL, 1992. Enhancement of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) baculovirus activity by optical

- brighteners. *J. Econ. Entomol.*, 85(4): 1 120 – 1 124.
- Shapiro M, Vaughn JL, 1995. Enhancement in activity of homologous and heterologous baculovirus infectious to cotton bollworm (Lepidoptera: Noctuidae) by an optical brightener. *J. Econ. Entomol.*, 88 (1): 265 – 269.
- Shen JZ, Qian CF, 1994. Studies on the enhancement of *Bacillus thuringiensis* efficacy: a review. *Chinese Journal of Biological Control*, 10 (3): 135 – 140. [申继忠, 钱传范, 1994. 苏云金杆菌杀虫剂增效途径的研究进展. 生物防治通报, 10 (3): 135 – 140]
- Tellam RL, 1996. The peritrophic matrix. In: Lehane MJ, Billingsley PF eds. *Biology of the Insect Midgut*. Chapman & Hall, London. 86 – 113.
- Tellam RL, Eisemann C, 2000. Chitin is only a minor component of the peritrophic matrix from larvae of *Lucilia cuprina*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 30: 1 189 – 1 201.
- Wang P, Granados RR, 2000. Calcofluor disrupts the mid-gut defense system in insects. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 30: 135 – 143.
- Wang YC, 2004. *Insect Physiology*. China Agriculture Press, Beijing. 52 – 53. [王荫长, 2004. 昆虫生理学, 北京: 中国农业出版社. 52 – 53]
- Wen ZQ, Huang BW, Wu XP, 1999. Effects of the composition of inorganic chemical additives and Bt on controlling function of *Plutella xylostella*. *Journal of Fujian Agricultural University (Natural Science)*, 28(4): 315 – 318. [温志强, 黄必旺, 吴小平, 1999. 无机化学添加剂与 Bt 混合后对小菜蛾杀虫效果的影响. 福建农业大学学报(自然科学版), 28(4): 315 – 318]
- Xie C, Zhao TY, Lu BL, 2002. Peritrophic membrane: the formation and effect on mesenteron infection barrier to dengue-2 virus in adult *Aedes albopictus* and *Culex pipiens quinquefasciatus*. *Acta Parasitologica et Medica Entomologica Sinica*, 9(2): 92 – 96. [谢超, 赵彤言, 陆宝麟, 2002. 围食膜在蚊虫对登革热 II 型病毒中肠感染屏障中的作用. 寄生虫与医学昆虫学报, 9(2): 92 – 96]
- Xu L, Yang H, Peng JX, Hong HZ, 2001. Studies on synergism and photodegradation of *Bacillus thuringiensis* by fluorescent brighteners in *Helicoverpa armigera* larvae. *Chinese Journal of Biological Control*, 17(2): 63 – 66. [徐莉, 杨红, 彭建新, 洪华珠, 2001. 荧光增白剂对苏云金芽孢杆菌毒力的增效作用及其紫外防护功效. 中国生物防治, 17(2): 63 – 66]
- Xu WY, 2002. Synergism of additives of Bt preparation against Lepidoptera pests. *Entomological Journal of East China*, 11 (2): 99 – 104. [许文耀, 2002. 添加物对 Bt 制剂杀灭鳞翅目害虫的增效作用. 华东昆虫学报, 11 (2): 99 – 104]
- Yan DH, Chen CJ, 2003. Improving efficacy of insect virus to control pest by optical brighteners. *Scientia Silvae Sinica*, 39(1): 153 – 159. [严东辉, 陈昌洁, 2003. 提高昆虫病毒杀虫效果的荧光增白剂的研究. 林业科学, 39(1): 153 – 159]
- Yin J, Cao YZ, Luo LZ, Hu Y, 2004. Effects of host plants on population increase of meadow moth *Loxostege sticticalis* L. *Acta Phytocologica Sinica*, 31(2): 173 – 178. [尹姣, 曹雅忠, 罗礼智, 胡毅, 2004. 寄主植物对草地螟种群增长的影响. 植物保护学报, 31(2): 173 – 178]
- Yin J, Cao YZ, Luo LZ, Hu Y, 2005. Oviposition preference of the meadow moth, *Loxostege sticticalis* L., on different host plants and its chemical mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 25 (8): 1 844 – 1 852. [尹姣, 曹雅忠, 罗礼智, 胡毅, 2005. 草地螟对寄主植物的选择性及其化学生态机制研究. 生态学报, 25(8): 1 844 – 1 852]
- Zhang YJ, Tan J, Lin YQ, 2000. The structure and constitution of peritrophic membrane of *Helicoverpa armigera*. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 12 (3): 140 – 143. [张严峻, 谭军, 林玉清, 2000. 棉铃虫围食膜的结构和组成. 浙江农业学报, 12(3): 140 – 143]
- Zhu R, Peng JX, Hong HZ, 2003. Effects of fluorescent brightener on the peritrophic membrane structure of *Spodoptera exigua*. *Acta Entomologica Sinica*, 46(4): 424 – 428. [朱蓉, 彭建新, 洪华珠, 2003. 光增白剂对甜菜夜蛾围食膜结构的作用与影响. 昆虫学报, 46(4): 424 – 428]

(责任编辑: 赵利辉)